

Organismos del suelo: la dimensión invisible de las invasiones por plantas no nativas

 S. Rodríguez-Echeverría ¹

(1) Centre for Functional Ecology and Department of Life Sciences, Faculty of Science and Technology, University of Coimbra, Calçada Martins de Freitas 3001-456 Coimbra, Portugal.

➤ Recibido el 27 de febrero de 2009, aceptado el 17 de abril de 2009.

Rodríguez-Echeverría, S. (2009). Organismos del suelo: la dimensión invisible de las invasiones por plantas no nativas. *Ecosistemas* 18(2):32-43.

Organismos del suelo: la dimensión invisible de las invasiones por plantas no nativas - La estructura y dinámica de las comunidades vegetales están fuertemente determinadas por las relaciones que establecen las distintas especies vegetales con los suelos que ocupan. Este papel modelador del suelo se debe no solo a la restricción impuesta por las características químicas y físicas edáficas sino también a la biota residente que tiene un efecto directo en el desempeño de las plantas. La biota edáfica se encarga de procesos fundamentales para el ecosistema como son la descomposición y el reciclado de los nutrientes. Además, en la rizosfera existen organismos que forman asociaciones mutualistas o parasíticas con las raíces de distintas especies vegetales y tienen, por tanto, un fuerte impacto en la supervivencia y crecimiento de estas especies. Aunque no son muy numerosos, los estudios realizados hasta la fecha demuestran que las plantas invasoras provocan grandes alteraciones en las propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos invadidos, las cuales pueden tener un impacto importante en el funcionamiento del ecosistema. Además, las interacciones establecidas entre las plantas no nativas y el suelo invadido pueden dar lugar a procesos de retroalimentación positivos que refuerzan la invasión y limitan la resistencia y resiliencia a la invasión del ecosistema afectado.

Palabras clave: ciclos de retroalimentación, descomposición, micorrizas, nitrógeno, nutrientes, rizobios

Rodríguez-Echeverría, S. (2009). Organismos del suelo: la dimensión invisible de las invasiones por plantas no nativas. *Ecosistemas* 18(2):32-43.

Soil organisms: the invisible dimension in the invasion by exotic plant species – The structure and dynamics of plant communities are strongly determined by the interactions established between the different plant species of the community and the soils in which they grow. Not only soil physical and chemical parameters play a key role in determining plant establishment and survival, but soil biota has a crucial effect on the performance of different plant species. Soil biota is responsible for fundamental ecosystem processes such as decomposition and nutrient cycling. In addition, the rhizosphere contains a large number of mutualistic and parasitic organisms that have a strong impact on the survival and growth of the associated plant species. Although information is still scarce, the studies available up to date show that invasive plants introduce dramatic changes in the biological, chemical and physical properties of the invaded soils, which will have important consequences for ecosystem functioning. An emergent pattern is that invasive exotic plants establish positive feedbacks with the invaded soils that strengthen the invasion and limit the resistance and resilience of the invaded ecosystem.

Keywords: decomposition, feedbacks, mycorrhiza, nitrogen, nutrients, rhizobia

Breve introducción

La introducción de especies vegetales en nuevas áreas geográficas es una práctica común en proyectos agrícolas, forestales o de jardinería. Sin embargo, en los últimos 50 años se ha constatado que una proporción variable de esas especies no nativas consigue extenderse fuera de los límites de su introducción y establecer poblaciones dominantes que desplazan a las comunidades vegetales nativas y alteran significativamente el funcionamiento de los ecosistemas afectados. A estas especies se les conoce como especies invasoras, y son consideradas en la actualidad una grave amenaza para la biodiversidad y para la integridad de los ecosistemas a nivel mundial (Lockwood et al. 2008).

El comportamiento invasor de una especie no nativa depende de características específicas, tanto de la especie, como son elevadas tasas de crecimiento y reproducción, tolerancia a un amplio rango de condiciones ecológicas o una alta capacidad colonizadora y competitiva; como de los ecosistemas invadidos, por ejemplo el grado de perturbación y la existencia de recursos disponibles y nichos no ocupados (Lockwood et al. 2008). Además, existen procesos ecológicos y evolutivos que están implicados en la invasión por especies vegetales no nativas. Los más importantes serían la falta de enemigos naturales en las áreas donde las especies son introducidas, la evolución de nuevos rasgos funcionales y de mecanismos de defensa más eficaces, el establecimiento de mutualismos más efectivos en las áreas ocupadas, y la transformación de los hábitats ocupados en beneficio propio (Blumenthal 2005; Keane y Crawley 2002; Lodge 1993; Mitchell y Power 2003; Richardson et al. 2000). Estos procesos se han estudiado fundamentalmente en la parte aérea de los ecosistemas aunque también pueden ser aplicados a lo que ocurre en la interfase planta-suelo. De hecho, está demostrado que los organismos del suelo juegan un papel fundamental en la estructura y dinámica de las comunidades vegetales (Connell 1971; Janzen 1970; Mills y Bever 1998; Reinhart et al. 2003) y, por tanto, deben ser determinantes en procesos tan radicales como la invasión de un ecosistema por plantas no nativas.

La influencia que el suelo tiene en el establecimiento y crecimiento de distintas especies vegetales se debe tanto a sus propiedades abióticas, físicas y químicas, como a la biota edáfica residente. Ésta incluye bacterias, hongos e invertebrados que son mutualistas, herbívoros o patógenos vegetales y, por tanto determinan en gran medida el éxito colonizador de distintas especies vegetales (Rodríguez-Echeverría et al. 2007, ver también Domínguez et al. 2009; Martínez y Pugnaire 2009; De la Peña 2009). La biota edáfica es también responsable de procesos ecosistémicos fundamentales como la descomposición y mineralización de la materia orgánica y los ciclos biogeoquímicos. Como es obvio, los componentes edáficos biótico y abiótico son interdependientes (Reynolds et al. 2003), y también están íntimamente ligados a la diversidad y estructura de las comunidades vegetales en lo que se conoce como procesos de retroalimentación planta-suelo.

Procesos de retroalimentación planta-suelo

Las plantas modifican el suelo en el que se instalan desde un punto de vista físico y químico pero también a través de los exudados de la raíz, que son la fuente primaria de energía para las redes tróficas edáficas. Por su parte, los organismos edáficos tienen efectos que son específicos para distintas especies vegetales y para la descomposición y los ciclos de nutrientes. La existencia de procesos de retroalimentación significa que los cambios que ocurran en uno de los componentes, por ejemplo en la comunidad vegetal, causarán un cambio en el otro, en este caso el suelo, que conllevará un nuevo cambio en la comunidad vegetal que afectará al suelo y así sucesivamente (**Fig. 1**). El resultado del proceso será positivo si refuerza el cambio inicial y negativo si ocurre lo contrario (Bever et al. 1997). Dependiendo de la escala a la que ocurran, los procesos de retroalimentación positiva pueden contribuir a la heterogeneidad paisajística con manchas dominadas por una o pocas especies o llevar a un paisaje homogéneo con una o pocas especies dominantes (**Fig. 2**). Los procesos negativos, en cambio, contribuyen al aumento de la diversidad vegetal, la aparición de comunidades vegetales más dinámicas y a la progresión de la sucesión vegetal (**Fig. 2**) (Bever 2003). En general, las especies invasoras establecen ciclos positivos con el suelo invadido que contribuyen al establecimiento de poblaciones monoespecíficas dominantes de la especie exótica (Batten et al. 2008; Jordan et al. 2008; Reinhart y Callaway 2006).

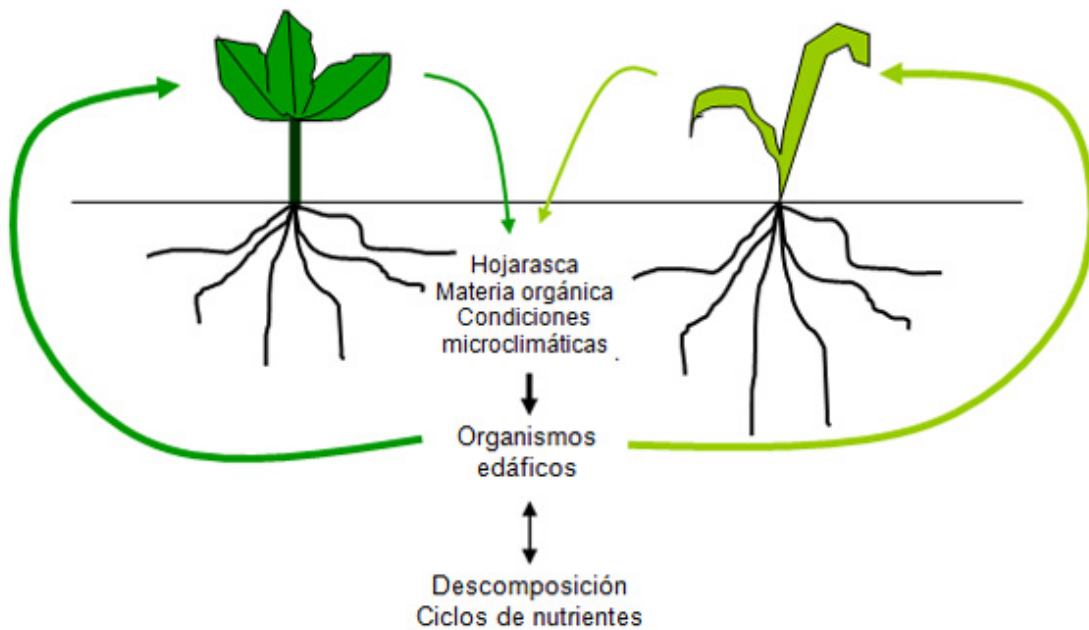


Figura 1. Ciclos de retroalimentación entre planta y suelo: Distintas especies vegetales modifican de manera diferente las condiciones abióticas del suelo y la biota edáfica. A su vez, las características abióticas y bióticas del suelo condicionan el establecimiento y crecimiento de las distintas especies vegetales, a través de efectos directos (mutualistas, herbívoros y patógenos) o indirectos (descomposición, ciclos de nutrientes).

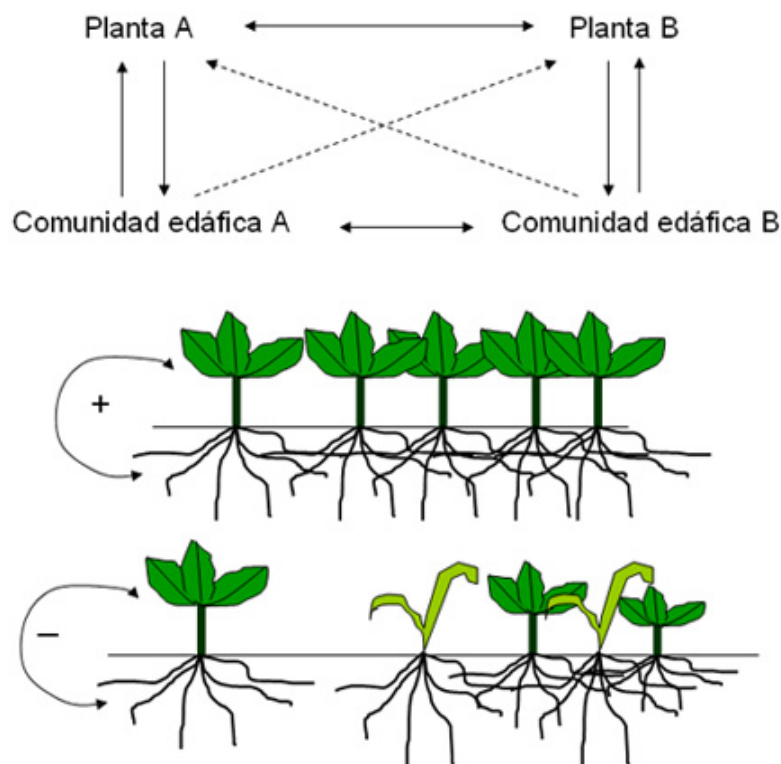


Figura 2. La estructura y dinámica de las comunidades vegetales depende de los ciclos de retroalimentación entre las plantas y el suelo (comunidad edáfica). Las líneas continuas representan interacciones directas y las discontinuas interacciones indirectas. Los procesos de retroalimentación positivos (+) contribuyen a la dominancia por parte de pocas especies vegetales, mientras que los procesos negativos (-) contribuyen al aumento de la diversidad vegetal y a la aparición de comunidades vegetales más dinámicas.

La mayoría de procesos que incluyen factores químicos y físicos son de signo positivo, ya que las plantas modifican estos parámetros edáficos en su propio beneficio. Por ejemplo, la mejora de las condiciones microclimáticas bajo la copa de matorrales de zonas alpinas y árticas permite una aceleración de los procesos biogeoquímicos microbianos, que benefician directamente a esos matorrales (Ehrenfeld et al. 2005). Otro ejemplo del mismo tipo lo constituyen bosques y brezales dominados por especies ectomicorrícicas que acumulan compuestos polifenólicos bajo su copa. Estos compuestos desaceleran la descomposición de materia orgánica y el reciclado de nitrógeno favoreciendo a las especies ectomicorrícicas (Ehrenfeld et al. 2005).

Casos claros de procesos de realimentación positivos en que intervienen organismos edáficos son los de aquellas plantas con una fuerte dependencia en organismos mutualistas. En algunos casos, el éxito de la introducción de especies exóticas depende de la inoculación con los mutualistas apropiados, como se demostró en las plantaciones de *Pinus* spp. en el hemisferio sur o de *Eucalyptus* spp. en el hemisferio norte. La introducción de especies de microorganismos exóticas representa, sin embargo, un riesgo ecológico importante, ya que puede conferir a la especie vegetal asociada la capacidad para colonizar nuevas áreas rápidamente y convertirse en una especie invasora. Además, estos microorganismos exóticos pueden provocar cambios importantes en las comunidades edáficas nativas con consecuencias desconocidas para procesos claves en el ecosistema.

Los procesos de retroalimentación negativa se deben generalmente a la acumulación de patógenos o herbívoros en las raíces de una especie determinada (Mills y Bever, 1998), y en ecosistemas naturales son claves en el avance de la sucesión vegetal y en la coexistencia de distintas especies vegetales, como ocurre en dunas costeras (Van der Putten et al. 1993; Van der Stoep et al. 2002), en campos abandonados y praderas (Blomqvist et al. 2000) o en bosques tropicales (Connell 1971; Janzen 1970) y templados (Packer y Clay 2000). Algunas especies consideradas invasoras parecen estar controladas en su área nativa por ciclos de retroalimentación negativa, y su éxito colonizador en áreas donde son introducidas puede ser explicado por el escape de enemigos naturales existentes en el suelo (Keane y Crawley 2002).

Procesos de retroalimentación planta-suelo e invasión

Klironomos (2002) fue el primero en demostrar que las especies vegetales raras desarrollan procesos de retroalimentación fuertemente negativos con la biota edáfica asociada, mientras que las especies exóticas desarrollan procesos de retroalimentación fuertemente positivos. Este estudio también demostró que los hongos micorrícicos arbusculares tenían un efecto positivo en todas las especies estudiadas, pero que la acumulación de patógenos en la rizosfera de las especies raras neutralizaba y ultrapasaba este efecto de las micorrizas (Klironomos 2002). Por tanto, según las conclusiones de este estudio la abundancia de una especie vegetal está determinada por la velocidad a la que se acumulan organismos patógenos específicos en su rizosfera. Esta velocidad de acumulación de patógenos depende de rasgos biológicos inherentes a cada especie pero está controlada también por la densidad poblacional, de forma que todas las especies acabarán por desarrollar procesos de retroalimentación negativos con el suelo que ocupan. Sin embargo, en el caso de especies invasoras agresivas que conllevan un desplazamiento dramático de las comunidades nativas en las primeras etapas de la invasión, estos procesos negativos pueden llegar demasiado tarde para permitir la regeneración natural del ecosistema afectado.

Las plantas exóticas invasoras pueden provocar grandes cambios en la fertilidad edáfica y los ciclos de nutrientes, que favorecen más a las plantas invasoras que a las nativas, y por tanto facilitan la invasión y dificultan la recuperación del ecosistema nativo (Lindsay y French 2005; Marchante et al. 2008b). El desarrollo de estos procesos de signo positivo por plantas invasoras puede explicar el aumento de la densidad poblacional de estas especies, y su permanencia y dominancia en áreas invadidas, pero no está claro que influya en su expansión (Levine et al. 2006). La dispersión de especies anuales es probablemente más rápida que el desarrollo de procesos de retroalimentación con el suelo ocupado, por lo cual las nuevas plantas se establecen en suelos donde todavía no existen las condiciones para que se de una retroalimentación positiva. Esto podría ser diferente para plantas leñosas con ciclos de vida más largos, ya que en este caso hay tiempo para que se produzcan las alteraciones de las características edáficas antes de la producción y dispersión de semillas. Por tanto, los procesos de retroalimentación positiva son probablemente más importantes para la expansión de plantas perennes o leñosas que para especies anuales (Levine et al. 2006).

Algunas especies invasoras que desarrollan ciclos de retroalimentación positiva con el suelo invadido presentan, en cambio, ciclos de retroalimentación negativa en los suelos de las áreas donde son nativas. La existencia de ciclos de retroalimentación planta-suelo de diferente signo en áreas nativas e invadidas está bien documentada para *Acer platanoides* (Reinhart y Callaway 2004; Reinhart et al. 2006), especie europea invasora en Estados Unidos; y para *Acer negundo* y *Prunus serotina*, especies de Norte-América invasoras en Europa (Reinhart y Callaway 2004; Reinhart et al. 2003). Las diferencias en el efecto del suelo nativo y no nativo en el crecimiento de estas especies invasoras son debidas al establecimiento de mutualismos y, fundamentalmente, a la ausencia de patógenos específicos en los suelos de las áreas invadidas, como había sido demostrado previamente para especies invasoras herbáceas (Klironomos 2002). Por ejemplo, el establecimiento de *P. serotina* en su área nativa está condicionado por la presencia de hongos patogénicos edáficos del género *Phytium* (Packer y Clay 2000). En los suelos ocupados por *P. serotina* la densidad de estos hongos es más elevada, lo que conlleva una gran

mortalidad de las plántulas que crecen cerca de árboles adultos (Packer y Clay 2000). En bosques templados europeos, *P. serotina* se comporta como una especie invasora creciendo a densidades mucho mayores que en su área nativa, lo cual está directamente relacionado con la ausencia o baja densidad de *Phytophthora* patógenos para esta especie, y por tanto, es un claro ejemplo de escape de los enemigos naturales (Reinhart et al. 2003). Además, la biota de los suelos europeos tiene un efecto positivo en el crecimiento de las plántulas de *P. serotina*, lo que sugiere el establecimiento de mutualismos efectivos en los suelos invadidos (Reinhart et al. 2003). En el caso de las dos especies de *Acer* mencionadas, las diferencias encontradas entre el suelo del área nativa y del área invadida son más complejas. En este caso parece haber un efecto positivo de la biota del suelo invadido en las primeras etapas de la invasión que disminuye con el tiempo (Reinhart y Callaway 2004). Tanto en áreas nativas como en áreas invadidas la eliminación de la biota del suelo recogido bajo individuos de *Acer* tiene un efecto positivo para el crecimiento de nuevas plántulas. Esto significa que el efecto neto de la biota que es acumulada por *Acer* es negativo tanto en el área nativa como en el área invadida (Reinhart y Callaway 2004). Sin embargo, en sus áreas nativas las dos especies de *Acer* sufren el ataque de patógenos y/o herbívoros edáficos generalistas acumulados por especies vecinas, lo que no ocurre en el área invadida y explica el efecto positivo del suelo en las primeras etapas de la invasión (Reinhart y Callaway 2004).

La diferencia en el efecto de los suelos de áreas nativas y no nativas en el crecimiento de plantas invasoras no es siempre tan clara. En la actualidad no se sabe si esto se debe a dificultades experimentales que enmascaran las diferencias reales o a la falta de un patrón generalizado del efecto del suelo. Son necesarios estudios que incluyan suelo de más zonas y de más etapas temporales, tanto del área nativa como del área invadida, para entender la importancia de estos ciclos de realimentación en los procesos de invasión.

Mutualistas edáficos e invasión

Los mutualismos más importantes que se establecen entre plantas y organismos del suelo incluyen a los hongos micorrícicos y a las bacterias fijadoras de nitrógeno (Fig. 3; ver ejemplos en Buscardo et al. 2009; Martínez y Pugnaire 2009). Son, por tanto, mutualismos dedicados a mejorar la toma de nutrientes por las plantas, cuya importancia en la invasión por plantas exóticas está poco estudiada. La hipótesis de los mutualismos reforzados (Reinhart y Callaway 2006) postula que los procesos de retroalimentación positivos detectados en la invasión pueden deberse a la formación de mutualismos más efectivos en las zonas invadidas que los existentes en el área nativa para esa especie. Aunque existen algunas evidencias experimentales que apoyan esta hipótesis, no está claro qué mecanismos evolutivos y ecológicos pueden explicar el desarrollo de mutualismos más efectivos entre organismos que no han seguido un proceso de co-evolución. De cualquier forma, y a pesar de la escasa información existente en este campo, los resultados obtenidos hasta la fecha sugieren que los mutualistas edáficos pueden contribuir decisivamente al éxito invasor de algunas especies exóticas (Rodríguez-Echeverría et al. 2009).

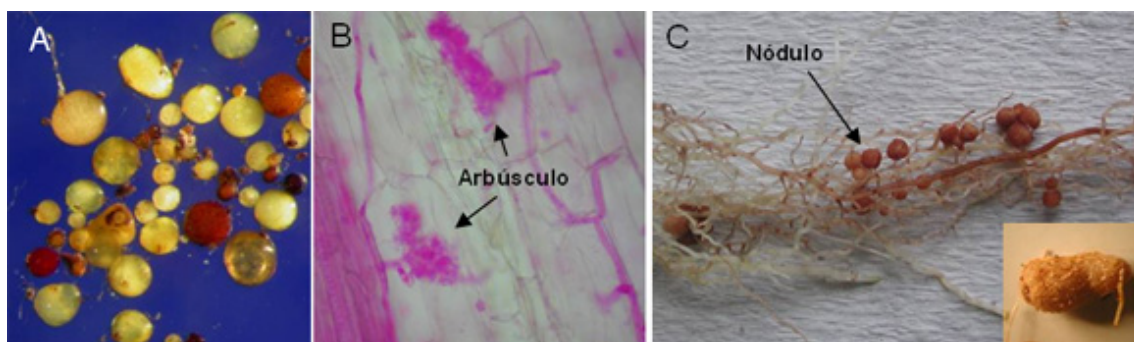


Figura 3. (A) Esporas de hongos micorrícicos arbusculares, (B) arbúsculos desarrollados en la asociación micorrícica, y (C) nódulos radiculares donde se realiza la fijación de nitrógeno atmosférico por rizobios. Todas las fotografías corresponden a organismos asociados con plantas de *Acacia longifolia* en poblaciones invasoras de la costa de Portugal.

Las micorrizas son asociaciones mutualistas establecidas entre las raíces de plantas superiores y helechos, y diversas familias fúngicas. Esta asociación permite una mejor absorción de nutrientes y agua para la planta, y proporciona compuestos carbonados al hongo. Además, las micorrizas contribuyen a la agregación de las partículas de suelo y pueden proteger a la planta frente al ataque de patógenos y herbívoros (Azcón-Aguilar y Barea 1996; de la Peña et al. 2006; Rillig y Mummey 2006).

Las micorrizas arbusculares (AM) son las más extendidas ya que forman asociaciones con el 90% de las angiospermas estudiadas. La diversidad de hongos que forman AM se ha relacionado positivamente con la diversidad vegetal y la

productividad de ecosistemas terrestres (van der Heijden et al. 1998). Este efecto positivo de los hongos AM parece deberse a la baja especificidad y alta diversidad funcional de estos hongos, de forma que la asociación micorrícica puede variar desde mutualista a parasítica para especies vegetales diferentes (Johnson et al. 1997). Aunque algunos estudios muestran que sí existe una cierta preferencia en la asociación de diversas plantas y hongos micorrícicos (Douhan et al. 2005; Öpik et al. 2003), las plantas micorrícicas introducidas en nuevos ambientes son capaces de establecer estas asociaciones en los suelos invadidos (Fumanal et al. 2006; Rodríguez-Echeverría et al. 2009). De hecho, los hongos AM de los suelos invadidos pueden facilitar la invasión por plantas invasoras micorrícicas (Fumanal et al. 2006). La interconexión que realiza la red micorrícica entre especies vegetales también puede influir en la competencia entre especies nativas y no nativas. El ejemplo más claro en este sentido es el de la invasión de praderas americanas por la especie europea *Centaurea maculosa*. En ausencia de hongos micorrícicos *C. maculosa* no es un competidor superior a *Festuca idahoensis*, especie nativa desplazada por la invasión (Marler et al. 1999). Sin embargo, cuando la competencia ocurre en presencia de hongos AM, la biomasa final de *C. maculosa* aumenta un 66% mientras que la de *F. idahoensis* disminuye un 171%. Este resultado se debe a que existe una transferencia de carbono de la planta nativa a la planta invasora a través del micelio de los hongos micorrícicos y por lo tanto, la especie invasora puede “parasitar” a especies nativas a través de la red micorrícica (Carey et al. 2004). Este parasitismo se ha observado también para otras especies de *Centaurea*, lo que sugiere que podría ser un mecanismo importante en la invasión de algunas plantas exóticas (Reinhart y Callaway 2006).

Las ectomicorrizas son el segundo grupo más abundante de micorrizas, y aparecen en la mayoría de especies arbóreas de los bosques mediterráneos, templados, boreales, y alpinos y en muchas especies tropicales. Son asociaciones más específicas que las micorrizas arbusculares, y por tanto podrían jugar un papel diferente en la invasión por plantas exóticas. Sin embargo, no existen muchos datos sobre el papel de estas asociaciones en la invasión, tal vez porque hay pocas plantas invasoras ectomicorrícicas. Una excepción serían las especies micorrícicas obligatorias que fueron introducidas junto a sus hongos simbiotes en nuevas áreas. El establecimiento de estas especies sólo fue posible gracias a la introducción de los hongos ectomicorrícicos específicos, que ahora parecen tener una distribución universal y podrían estar facilitando la expansión invasiva de las plantas hospedadoras (Díez 2005; Richardson et al. 1994; Vellinga et al. 2009).

El otro gran grupo de mutualistas edáficos está formado por bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno. El nitrógeno es el nutriente más limitante para el crecimiento vegetal en la mayoría de los ecosistemas terrestres. La mayor entrada de este elemento en la biosfera se produce a través de la fijación biológica del nitrógeno atmosférico en amonio, proceso que sólo realizan algunos grupos de procariotas. Los fijadores de nitrógeno simbióticos más importantes por su abundancia y su contribución a la entrada de nitrógeno en la biosfera son las bacterias que se asocian con leguminosas, conocidas globalmente como *rizobios*, y las bacterias filamentosas del género *Frankia* que establecen simbiosis con especies de los géneros *Alnus*, *Myrica*, *Ceanothus*, *Eleagnus*, y *Casuarina*, entre otros, y son conocidas como especies actinorrícicas. En ambos casos, las plantas hospedadoras forman nódulos radiculares donde se alojan las bacterias simbióticas y se produce la fijación de nitrógeno atmosférico a formas asimilables por la planta. El beneficio que obtienen las bacterias simbióticas se traduce en el aporte de compuestos de carbono procedentes de la fotosíntesis y en la protección física ofrecida por la raíz.

Myrica faya es la única especie actinorrícica descrita como invasora hasta la fecha. Esta especie es una invasora muy problemática en Hawai (Vitousek y Walker 1989), donde probablemente establece simbiosis con especies de *Frankia* asociadas con otra especie de *Myrica* americana. A nivel mundial, sin embargo, las leguminosas son un grupo mucho más problemático desde el punto de vista de las invasiones biológicas con unas cuarenta especies de leguminosas reconocidas como invasoras altamente agresivas. Esto a pesar de que las leguminosas tienen, en general, una capacidad colonizadora menor que otros grupos vegetales (Parker 2001). Todas las leguminosas invasoras forman nódulos en los suelos invadidos, lo que es esencial para su supervivencia, aunque el origen de las bacterias que nodulan estas especies exóticas no está claro. La especificidad de la asociación rizobio-leguminosa es muy variable. Aunque hay casos totalmente específicos como la establecida entre *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* y *Trifolium* spp. (Hirsch et al. 2001), la mayoría de asociaciones estudiadas en sistemas naturales parecen tener un grado más o menos amplio de promiscuidad. Como las especies simbióticas son altamente dependientes del establecimiento de este mutualismo para sobrevivir, parece existir una relación positiva entre la capacidad invasora y la promiscuidad simbiótica de una especie determinada de leguminosa, de forma que especies más promiscuas tienen una capacidad invasora mayor (Fogarty y Facelli 1999; Pérez-Fernández y Lamont 2003; Rejmanek 2000; Rodríguez-Echeverría et al. 2003; Ulrich y Zaspel 2000). Obviamente, esta mayor promiscuidad simbiótica proporciona una ventaja importante a la hora de colonizar nuevos suelos. Algunas leguminosas nativas pueden ser una fuente importante de rizobios para especies exóticas invasoras promiscuas, como se ha demostrado para la especie europea *Cytisus scoparius* en áreas invadidas de América del Norte (Lafay y Burdon 2006; Parker et al. 2006). No obstante, las leguminosas invasoras también pueden asociarse con grupos de rizobios diferentes de los que aparecen en las especies nativas (Weir et al. 2004), e incluso pueden estar acompañadas por rizobios introducidos desde su área nativa, lo que implica una profunda alteración de la comunidad rizobiana del sitio invadido (Rodríguez-Echeverría et al. 2007).

Consecuencias para el ecosistema de los efectos de las plantas invasoras en el suelo invadido

La invasión por especies vegetales exóticas altera tanto las condiciones químicas de los suelos invadidos, grado de salinidad y humedad, pH, los contenidos en carbono y nitrógeno (Ehrenfeld 2003), como las condiciones físicas, por ejemplo la

estabilidad de los agregados de suelo (Batten et al. 2006). Estos cambios, además de afectar directamente a la vegetación nativa, provocan profundas alteraciones en la biota edáfica. Como hemos visto previamente, los cambios producidos en el suelo invadido pueden resultar en ciclos de retroalimentación positiva que permiten el establecimiento de poblaciones muy densas de plantas exóticas invasoras y, en algunos casos, contribuyen a su expansión. Por tanto, las alteraciones provocadas en el suelo por las especies invasoras tienen profundas consecuencias para el funcionamiento de los ecosistemas invadidos que analizaremos en esta última parte.

Muchas especies vegetales invasoras provocan un aumento de la productividad primaria neta en los ecosistemas invadidos (**Fig. 4**) (Harcombe et al. 1993; Wilsey y Polley 2006), lo cual se traduce en una mayor entrada de biomasa en el suelo y en velocidades de descomposición más rápidas de la hojarasca producida por las especies invadidas (Allison y Vitousek 2004; Rothstein et al. 2004). Esto tiene como consecuencia que los ecosistemas invadidos presentan mayores contenidos en carbono, amonio, nitrato, fósforo y magnesio, así como mayores velocidades de mineralización y nitrificación que los ecosistemas nativos afectados (Ehrenfeld 2003; Lindsay y French 2004; Lindsay y French 2005; Marchante et al. 2008b; Vilà et al. 2006a, b; Vitousek y Walker 1989). Sin embargo, otros estudios muestran que la invasión por plantas exóticas puede llevar a una menor velocidad de descomposición de la biomasa producida por las especies invasoras y a la reducción del contenido en carbono y nitrógeno de los suelos invadidos (Christian y Wilson 1999; Steenwerth et al. 2002; Vilà et al. 2006a; Windham y Ehrenfeld 2003). Estas diferencias podrían ser debidas tanto a la forma de vida de la especie invasora – herbácea, leñosa, fijadora de nitrógeno – como al tipo de ecosistema invadido – prados, bosques, dunas costeras, humedales (Liao et al. 2008). A pesar de estas diferencias, Liao et al (2008), utilizando un meta-análisis de los resultados publicados hasta la fecha, demostraron que sí existe un patrón general de aumento de los contenidos, y de los flujos, de carbono y nitrógeno en los sistemas invadidos, independientemente del tipo de ecosistema estudiado (Liao et al. 2008). Aunque el patrón general es de signo positivo se observan diferencias en la magnitud del cambio entre especies invasoras de distinta forma de vida. Así, la invasión por plantas leñosas y por especies fijadoras de nitrógeno tiene un impacto mayor que la invasión por herbáceas y por las especies no fijadoras de nitrógeno (Liao et al. 2008). El impacto de las especies invasoras en el contenido y ciclo de nitrógeno se debe en gran medida a la producción masiva de hojarasca con alto contenido en nitrógeno (Marchante et al. 2008b). Además este impacto depende del tiempo de invasión, siendo más acusado en áreas invadidas por más tiempo (Marchante et al. 2009).



Figura 4. Ecosistema dunar costero de la costa de Portugal con vegetación nativa (A) y después de la invasión por *A. longifolia* (B): Ejemplo de cómo la invasión por plantas exóticas puede provocar un aumento drástico de la productividad primaria del ecosistema invadido.

Los cambios producidos en las características químicas del suelo invadido conllevan también cambios en la microbiota edáfica, principalmente en los microorganismos implicados en la descomposición de hojarasca y en el ciclo del nitrógeno, y por tanto alteran procesos importantes de los ecosistemas invadidos (Marchante et al. 2008a). Estas alteraciones y el enriquecimiento de los suelos invadidos contribuyen a la dominancia de la especie invasora a través de dos mecanismos fundamentales: por un lado, se establecen ciclos de retroalimentación positiva entre la especie invasora y los suelos invadidos (Liao et al. 2008), y, por otro, el incremento en nitrógeno asociado a la invasión tiene un efecto negativo en la germinación y supervivencia de las especies nativas (Vitousek y Walker 1989).

Algunas plantas invasoras también provocan cambios importantes en las comunidades edáficas de organismos mutualistas. En algunos casos, este efecto ocurre a través de la liberación de compuestos alelopáticos, por las raíces o proveniente de la hojarasca en descomposición. La producción de compuestos alelopáticos está implicada en la invasión por *Centaurea maculosa*, *C. diffusa* y *Alliaria petiolata*. Ambas especies de *Centaurea* producen y liberan a través de sus raíces compuestos que tienen un efecto fuertemente alelopático en las especies de los sitios invadidos (Callaway et al. 2005). La liberación de catequina por las raíces de *C. maculosa* provoca cambios tanto en las comunidades bacterianas (Vivanco et al. 2004) como en las comunidades de hongos micorrícicos arbusculares de los suelos invadidos (Mummey y Rillig 2006). Además, como se describió en la sección anterior, estas especies de *Centaurea* parasitan especies nativas de las que obtienen nutrientes a través del micelio micorrícico (Carey et al. 2004). Esto sugiere que *C. maculosa* y *C. diffusa* modifican la comunidad de hongos AM seleccionando aquellas especies que permiten este mecanismo. En el caso de *A. petiolata*, especie no micorrícica, la descomposición de la hojarasca libera flavonoides que inhiben el crecimiento de hongos micorrícicos arbusculares, un efecto más pronunciado para los hongos de los suelos invadidos que para los de su área nativa (Callaway et al. 2008). Así, la invasión provoca una reducción de la diversidad y abundancia de hongos micorrícicos arbusculares, que a su vez resulta en una disminución significativa de la emergencia de plántulas de especies nativas (Callaway et al. 2008). El mismo efecto se observa en bosques que contienen especies ectomicorrícicas y son invadidos por *A. petiolata*. La invasión provoca una disminución drástica de los propágulos de hongos ectomicorrícicos en el suelo invadido que es perceptible hasta distancias de 10 m desde la zona invadida (Wolfe et al. 2008). Esta reducción tiene un fuerte impacto negativo en el crecimiento de las plántulas de árboles nativos ectomicorrícicos y da lugar a la ralentización del reclutamiento de estas especies y a la progresión de la invasión por *A. petiolata* (Wolfe et al. 2008). Otras especies anuales invasoras también provocan una disminución de la densidad de hongos micorrícicos en los suelos invadidos, con consecuencias negativas para las especies nativas (Vogelsang y Bever 2009). Todos estos resultados sugieren que la producción de compuestos antifúngicos que degradan las redes micorrícicas de los suelos invadidos podría ser un mecanismo extendido que contribuye a la invasión por plantas exóticas.

En otros casos, la introducción de una planta exótica puede estar acompañada por la introducción de hongos y bacterias mutualistas exóticos, que son cruciales para el crecimiento y desarrollo de la planta hospedadora. Estos microorganismos facilitan la naturalización de la especie exótica fuera de su área de introducción, y por tanto pueden contribuir a que se conviertan en especies invasoras (Díez 2005; Richardson et al. 1994). Para que esto ocurra es necesario que los microorganismos exóticos consigan establecerse en los suelos donde fueron introducidos, lo cual contribuye a la homogeneización de la microbiota edáfica a nivel mundial (Vellinga et al. 2009). Además, en muchos casos, estos microorganismos consiguen establecer interacciones con plantas nativas de los ecosistemas invadidos, lo cual contribuye a su dispersión y establecimiento en las nuevas áreas, y también tiene un grave impacto en las redes nativas de mutualismos entre plantas y microorganismos (Díez 2005; Rodríguez-Echeverría et al. 2008). Por tanto, al igual que se ha observado para las redes mutualistas de plantas-polinizadores o plantas-dispersores (Traveset y Richardson 2006), la invasión por especies vegetales exóticas puede provocar la disrupción de las redes mutualistas edáficas nativas. Esta disrupción, aún no estudiada, podría tener graves consecuencias para la integridad y para el funcionamiento del ecosistema invadido y limitar profundamente la capacidad de resiliencia y recuperación natural del mismo.

Conclusiones

Las plantas y el suelo en el que crecen establecen ciclos de retroalimentación que determinan la abundancia y distribución de diferentes especies vegetales. Los ciclos de retroalimentación son el resultado neto de todas las interacciones establecidas en la rizosfera, que incluyen elementos abióticos, ciclos de nutrientes y relaciones mutualistas o parasíticas entre las plantas y los organismos edáficos. Las plantas invasoras se caracterizan por establecer ciclos de retroalimentación fuertemente positivos en los suelos invadidos, que se basan tanto en la alteración de la cantidad y flujo de nutrientes, como en los cambios inducidos en las comunidades bióticas del suelo. Estos ciclos de signo positivo contribuyen al establecimiento de poblaciones muy densas de las plantas invasoras, y, en algunos casos, también contribuyen a la expansión de estas especies. Los suelos invadidos pueden facilitar el establecimiento de determinadas especies invasivas por la falta de patógenos y parásitos específicos en estos suelos; y también por la presencia de mutualistas capaces de establecer asociaciones efectivas, a veces incluso más efectivas que en su área original, para la planta invasora. Finalmente, las alteraciones edáficas provocadas por la invasión tienen consecuencias importantes para el ecosistema, en su mayoría no exploradas, que pueden explicar muchos de los efectos negativos de las plantas exóticas en las comunidades invadidas; y que pueden dificultar la recuperación del ecosistema nativo.

Referencias

- Allison, S.D. Vitousek, P.M. 2004. Rapid nutrient cycling in leaf litter from invasive plants in Hawai'i. *Oecologia* 141:612-619.
- Azcón-Aguilar, C., Barea, J.M, 1996. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens - An overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6:457-464.

- Batten, K., Scow, K., Espeland, E, 2008. Soil microbial community associated with an invasive grass differentially impacts native plant performance. *Microbial Ecology* 55:220-228.
- Batten, K., Scow, K., Davies, K., Harrison, S, 2006. Two invasive plants alter soil microbial community composition in serpentine grasslands. *Biological Invasions* 8:217-230.
- Bever, J.D, 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual framework and empirical tests. *New Phytologist* 157:465-473.
- Bever, J.D., Westover, K.M., Antonovics, J, 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85:561-573.
- Blomqvist, M.M., Olf, H., Blaauw, M.B., Bongers, T., van der Putten, W.H, 2000. Interactions between above- and belowground biota: importance for small-scale vegetation mosaics in a grassland ecosystem. *Oikos* 90:582-598.
- Blumenthal, D, 2005. Interrelated causes of plant invasion. *Science* 310:243-244.
- Buscardo, E., Rodríguez-Echeverría, S., De Angelis, P., Freitas, H. 2009. Comunidades de hongos ectomicorrícicos en ambientes propensos al fuego: compañeros esenciales para el reestablecimiento de pinares mediterráneos. *Ecosistemas* 18 (2):55-63.
- Callaway, R.M., Cipollini, D., Barto, K., Thelen, G.C., Hallett, S.G., Prati, D., Stinson, K., Klironomos, J, 2008. Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology* 89:1043-1055.
- Callaway, R.M., Ridenour, W.M., Laboski, T., Weir, T., Vivanco, J.M, 2005. Natural selection for resistance to the allelopathic effects of invasive plants. *Journal of Ecology* 93:576-583.
- Carey, E.V., Marler, M.J., Callaway, R.M, 2004. Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology. *Plant Ecology* 172:133-141.
- Christian, J. Wilson, S, 1999. Long-term ecosystem impacts of an introduced grass in the northern Great Plains. *Ecology* 80:2397-2407.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forests. En: P.J. den Boer y G.R. Gradwell (eds.), *Dynamics in populations*, pp. 298-312. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- de la Peña, E. 2009. Efectos de la biota edáfica en las interacciones planta-insecto a nivel foliar. *Ecosistemas* 18(2):64-78.
- de la Peña, E., Rodríguez-Echeverría, S., van der Putten, W.H., Freitas, H., Moens, M, 2006. Mycorrhizal fungi control migratory endoparasitic nematodes in *Ammophila arenaria*. *New Phytologist* 169:829-840.
- Díez, J, 2005. Invasion biology of Australian ectomycorrhizal fungi introduced with eucalypt plantations into the Iberian Peninsula. *Biological Invasions* 7:3-15.
- Domínguez, J., Aira, M., Gómez-Brandón, M. 2009. El papel de las lombrices de tierra en la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de nutrientes. *Ecosistemas* 18(2):20-31.
- Douhan, G.W., Petersen, C., Bledsoe, C.S., Rizzo, D.M, 2005. Contrasting root associated fungi of three common oak-woodland plant species based on molecular identification: host specificity or non-specific amplification? *Mycorrhiza* 15:365-372.
- Ehrenfeld, J.G, 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6:503-523.
- Ehrenfeld, J.G., Ravit, B., Elgersma, K, 2005. Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources* 30:75-115.
- Fogarty, G. Facelli, J.M, 1999. Growth and competition of *Cytisus scoparius*, an invasive shrub, and Australian native shrubs.

Plant Ecology 144:27-35.

Fumanal, B., Plenchette, C., Chauvel, B., Bretagnolle, F., 2006. Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of Ambrosia artemisiifolia L. invasion in France? *Mycorrhiza* 17:25-35.

Harcombe, P., Cameron, G., Glumac, E., 1993. Above-ground net primary productivity in adjacent grassland and woodland on the coastal prairie of Texas, USA. *Journal of Vegetation Science* 4:521-530.

Hirsch, A.M., Lum, M.R., Downie, J., 2001. What makes the rhizobia legume symbiosis so special. *Plant Physiology* 127:1484-1492.

Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501-528.

Johnson, N.C., Graham, J.H., Smith, F.A., 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135:575-585.

Jordan, N., Larson, D., Huerd, S., 2008. Soil modification by invasive plants: effects on native and invasive species of mixed-grass prairies. *Biological Invasions* 10:177-190.

Keane, R.M., Crawley, M.J., 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 14:164-170.

Klironomos, J.N., 2002. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417:67-70.

Lafay, B., Burdon, J.J., 2006. Molecular diversity of rhizobia nodulating the invasive legume Cytisus scoparius in Australia. *Journal of Applied Microbiology* 100:1228-1238.

Levine, J.M., Pachepsky, E., Kendall, B.E., Yelenik, S.G., Lambers, J.H.R., 2006. Plant-soil feedbacks and invasive spread. *Ecology Letters* 9:1005-1014.

Liao, C., Peng, R., Luo, Y., Zhou, X., Wu, X., Fang, C., Chen, J., Li, B., 2008. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytologist* 177:706-714.

Lindsay, E.A., French, K., 2005. Litterfall and nitrogen cycling following invasion by Chrysanthemoides monilifera ssp. rotundata in coastal Australia. *Journal of Applied Ecology* 42:556-566.

Lindsay, E.A., French, K., 2004. Chrysanthemoides monilifera ssp. rotundata invasion alters decomposition rates in coastal areas of south-eastern Australia. *Forest Ecology and Management* 198:387-399.

Lockwood, J.L., Hoopes, M.F., Marchetti, M.P., 2008. *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing. Oxford, UK.

Lodge, D.M., 1993. Biological invasions: lessons from ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8:133-137.

Marchante, E., Kjoller, A., Struwe, S., Freitas, H., 2009. Soil recovery after removal of the N₂-fixing invasive Acacia longifolia: consequences for ecosystem restoration. *Biological Invasions* 11:813-823.

Marchante, E., Kjoller, A., Struwe, S., Freitas, H., 2008a. Invasive Acacia longifolia induce changes in the microbial catabolic diversity of sand dunes. *Soil Biology and Biochemistry* 40:2563-2568.

Marchante, E., Kjoller, A., Struwe, S., Freitas, H., 2008b. Short- and long-term impacts of Acacia longifolia invasion on the belowground processes of a Mediterranean coastal dune ecosystem. *Applied Soil Ecology* 40:210-217.

Marler, M.J., Zabinski, C.A., Callaway, R.M., 1999. Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass. *Ecology* 80:1180-1186.

Martínez, L., Pugnaire F. 2009. Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas* 18(2): 44-54.

Mills, K.E., Bever, J.D., 1998. Maintenance of diversity within plant communities: soil pathogens as agents of negative

feedback. *Ecology* 79:1595-1601.

Mitchell, C.E., Power, A.G, 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421:625-627.

Mummey, D.L., Rillig, M.C, 2006. The invasive plant species Centaurea maculosa alters arbuscular mycorrhizal fungal communities in the field. *Plant and Soil* 288:81-90.

Öpik, M., Moora, M., Liira, J., Kõljalg, U., Zobel, M., Sen, R, 2003. Divergent arbuscular mycorrhizal fungal communities colonize roots of Pulsatilla spp. in boreal Scots pine forest and grassland soils. *New Phytologist* 160:581-593.

Packer, A. Clay, K, 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404:278-281.

Parker, M.A, 2001. Mutualism as a constraint on invasion success for legumes and rhizobia. *Diversity and Distributions* 7:125-136.

Parker, M.A., Malek, W., Parker, I.M, 2006. Growth of an invasive legume is symbiont limited in newly occupied habitats. *Diversity and Distributions* 12:563-571.

Pérez-Fernández, M.A. Lamont, B.B, 2003. Nodulation and performance of exotic and native legumes in Australian soils. *Australian Journal of Botany* 51:543-553.

Reinhart, K.O. Callaway, R.M, 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* 170:445-457.

Reinhart, K.O. Callaway, R.M, 2004. Soil biota facilitate exotic Acer invasion in Europe and North America. *Ecological Applications* 14:1737-1745.

Reinhart, K.O., Maestre, F.T., Callaway, R.M, 2006. Facilitation and inhibition of seedlings of an invasive tree (Acer platanoides) by different tree species in a mountain ecosystem. *Biological Invasions* 8:231-240.

Reinhart, K.O., Packer, A., Van der Putten, W.H., Clay, K, 2003. Plant–soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. *Ecology Letters* 6:1046-1050.

Rejmanek, M, 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology* 25:497-506.

Reynolds, H.L., Packer, A., Bever, J.D., Clay, K, 2003. Grassroots ecology: plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology* 84:2281-2291.

Richardson, D.M., Allsopp, N., D'Antonio, C.M., Milton, S.J, 2000. Plant invasions - the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75:65-93.

Richardson, D.M., Williams, P.A., Hobbs, R.J, 1994. Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invasibility. *Journal of Biogeography* 21:511-527.

Rillig, M.C. Mummey, D.L. 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist* 171:41-54.

Rodríguez-Echeverría, S., Crisóstomo, J.A., Nabais, C., Freitas, H, 2009. Belowground mutualists and the invasive ability of Acacia longifolia in coastal dunes of Portugal. *Biological Invasions* 11:651-661.

Rodríguez-Echeverría, S., Crisóstomo, J.A., Nabais, C., Freitas, H, 2008. Digging in the dirt: Underground mechanisms of exotic plant invasions. En: *11th EURECO*, Lepizig, Germany.

Rodríguez-Echeverría, S., Costa, S.R., Freitas, H, 2007. Biodiversity and interactions in the rhizosphere: Effects on ecosystem functioning. En: F.I. Pugnaire y F. Valladares (eds.). *Functional Plant Ecology*. pp. 581-600, CRC Press. Taylor and Francis Group, Boca Raton Fl. USA.

Rodríguez-Echeverría, S., Crisóstomo, J.A., Freitas, H, 2007. Genetic diversity of rhizobia associated with Acacia longifolia in two stages of invasion of coastal sand dunes. *Applied and Environmental Microbiology* 73:5066-5070.

Rodríguez-Echeverría, S., Pérez-Fernández, M.A., Vlaar, S., Finan, T.M, 2003. Analysis of the legume-rhizobia symbiosis in

shrubs from central western Spain. *Journal of Applied Microbiology* 95:1367-1374.

Rothstein, D., Vitousek, P., Simmons, B., 2004. An exotic tree alters decomposition and nutrient cycling in a Hawaiian montane forest. *Ecosystems* 7:805–814.

Steenwerth, K.L., Jackson, L.E., Calderón, F.J., Stromberg, M.R., Scow, K.M., 2002. Soil microbial community composition and land use history in cultivated and grassland ecosystems of coastal California. *Soil Biology and Biochemistry* 34:1599-1611.

Traveset, A., Richardson, D.M., 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21:208-216.

Ulrich, A., Zaspel, I., 2000. Phylogenetic diversity of rhizobial strains nodulating Robinia pseudoacacia L. *Microbiology* 146:2997-3005.

van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A., Sanders, I.R., 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396:69-72.

Van der Putten, W.H., Van Dijk, C., Peters, B.A.M., 1993. Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature* 362:53-56.

Van der Stoep, C.D., van der Putten, W.H., Duyts, H., 2002. Development of a negative plant-soil feedback in the expansion zone of the clonal grass Ammophila arenaria following root formation and nematode colonization. *Journal of Ecology* 90:978-988.

Vellinga, E.C., Wolfe, B.E., Pringle, A., 2009. Global patterns of ectomycorrhizal introductions. *New Phytologist* 181:960-973.

Vilà, M., Bacher, S., Hulme, P.E., Kenis, M., Kobelt, M., Nentwig, W., Sol, D., Solarz, W., 2006a. Impactos ecológicos de las invasiones de plantas y vertebrados terrestres en Europa. *Ecosistemas* 15:13-23.

Vilà, M., Tessier, M., Suehs, C.M., Brundu, G., Carta, L., Galanidis, A., Lambdon, P., Manca, M., Medail, F., Moragues, E., Traveset, A., Troumbis, A.Y., Hulme, P.E., 2006b. Local and regional assessments of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands. *Journal of Biogeography* 33:853-861.

Vitousek, P.M., Walker, L.R., 1989. Biological invasion by Myrica faya in Hawai'i: Plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59:247-265.

Vivanco, J.M., Bais, H.P., Stermitz, F.R., Thelen, G.C., Callaway, R.M., 2004. Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion. *Ecology Letters* 7:285-292.

Vogelsang, K.M., Bever, J.D., 2009. Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion. *Ecology* 90:399-407.

Weir, B.S., Turner, S.J., Silvester, W.B., Park, D.-C., Young, J.M., 2004. Unexpectedly diverse Mesorhizobium strains and Rhizobium leguminosarum nodulate native legume genera of New Zealand, while introduced legume weeds are nodulated by Bradyrhizobium species. *Applied and Environmental Microbiology* 70:5980-5987.

Wilsey, B., Polley, H., 2006. Aboveground productivity and root-shoot allocation differ between native and introduced grass species. *Oecologia* 150:300–309.

Windham, L., Ehrenfeld, J., 2003. Net impact of a plant invasion on nitrogen-cycling processes within a brackish tidal marsh. *Ecological Applications* 13:883–896.

Wolfe, B.E., Rodgers, V.L., Stinson, K.A., Pringle, A., 2008. The invasive plant Alliaria petiolata (garlic mustard) inhibits ectomycorrhizal fungi in its introduced range. *Journal of Ecology* 96:777-783.